

ISOLEMENT, EN CULTURE, DE LIGNÉES HAPLOÏDES
A PARTIR DU CYCLE HÉTÉROMORPHE
CHEZ LE *SPONGOMORPHA AERUGINOSA*
(ACROSIPHONIALES, CHLOROPHYTA)

Sigurdur JÓNSSON*

RÉSUMÉ. — Les études d'une souche isolée du *Spongomorpha aeruginosa* (L.) Hoek, maintenue en cultures conditionnées, montrent que les zygotes obtenus à partir de gamétophytes filamenteux, issus de spores des sporophytes unicellulaires, produisent, non pas de nouveaux sporophytes, conformément au cycle connu chez cette espèce, mais de nouveaux gamétophytes haploïdes. Une caryogamie ou une méiose n'ont pu être observées dans les zygotes directs. Les résultats, corroborant ceux obtenus auparavant par l'auteur et relatifs à l'existence de lignées non-caryogamiques chez les Acrosiphoniales, font l'objet d'une discussion du point de vue évolutif et taxinomique.

ABSTRACT. — Nuclear and culture studies were carried out under controlled conditions in an isolate of *Spongomorpha aeruginosa* (L.) Hoek, from Brittany (France). It is shown that zygotes from *Spongomorpha* plants, derived from spores of unicellular sporophytes, grew directly into new haploid gametophytes instead of unicellular sporophytes as usually in this species. Subsequent generations replicate in the same way without returning to unicellular sporophytes. Neither caryogamy nor meiosis were found in directly germinating zygotes. The results, agreeing with those previously obtained by the author concerning non-caryogamic strains in the genus *Acrosiphonia*, are discussed in light of life cycle evolution and taxonomy.

MOTS CLÉS : *Spongomorpha aeruginosa*, apocaryogamie, culture, taxinomie, Acrosiphoniales.

INTRODUCTION

Des travaux ont démontré que le cycle de développement du *Spongomorpha aeruginosa* des côtes françaises présente une alternance de générations entre un gamétophyte filamenteux et ramifié et un sporophyte unicellulaire coccoïde, connu antérieurement sous le nom de *Chlorochytrium inclusum*, endophyte

* Laboratoire de Biologie Végétale Marine, Université Paris VI, 4 Place Jussieu, Paris 75230 Cedex 05.

des algues rouges, notamment du *Polyides rotundus* et du *Dilsea carnosa* (JÓNSSON, 1959, 1962, 1966). Le gamétophyte, qui est haploïde, produit exclusivement des gamètes biflagellés qui, après copulation et caryogamie normales, forment des zygotes se développant en *Chlorochrytium inclusum*. Ce dernier, après plusieurs mois de vie endophyte, produit des zoospores quadriflagellées qui donnent de nouveaux gamétophytes. Ce type de cycle a été confirmé pour l'essentiel chez le *Spongomorpha aeruginosa* de Heligoland (KORNMAN, 1961, 1964).

Au cours des études présentes, entreprises initialement pour préciser les conditions d'induction de la sporulation, il est apparu que le cycle de reproduction pouvait être l'objet d'une déviation remarquable. Les résultats rejoignent ceux obtenus auparavant chez diverses espèces d'Acrosiphoniales (JÓNSSON, 1964 a et b, 1969, 1971).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le genre *Spongomorpha* Kützing avec son unique espèce, le *Spongomorpha aeruginosa* (L.) Hoek (= *S. lanosa* (Roch) Kütz.), est bien délimité au sein des Acrosiphoniales à thalles ramifiés, grâce à l'état uninucléé de ses cellules végétatives.

Le matériel de l'étude présente est originaire de l'Anse de Caro, dans la Rade de Brest (France). Il est né au laboratoire en présence du *Monostroma grevillei* récolté dans cette localité en Avril 1983; il a ensuite été stocké au laboratoire en jours longs (16 : 8) sous un éclairage fluorescent blanc froid faible ($15 \mu E m^{-2} s^{-1}$) à $8^{\circ}C$, dans de l'eau de mer enrichie (PROVASOLI, 1968). Le matériel, composé initialement d'une seule touffe a été multiplié par repiquage, en milieu frais, de rameaux sommitaux du thalle, de 20 à 30 cellules chacun. Les cultures ont été faites généralement à $8^{\circ}C$ sous le photorégime décrit ci-dessus. Dans ces conditions la reproduction s'induit spontanément. Les zygotes ont été obtenus à partir de gamètes issus de rameaux fertiles isolés en gouttes d'eau de mer sur lames de verre, dans des boîtes de Pétri. Dès l'émission des gamètes, les plantes-mères sont éliminées.

Les noyaux gamétiques des zygotes et la ploïdie des plantes originaires des zygotes ont été étudiés par la méthode de la réaction nucléaire de Feulgen. Le matériel a été fixé pendant 1-2 heures dans le mélange éthanol $50^{\circ} : 100$ ml, formol neutre : 7 ml, acide acétique : 2,5-3 ml, hydrolysé à $20^{\circ}C$ pendant 20 min. dans HCl 5N et coloré pendant 1 à 2 heures.

RÉSULTATS

A. — DÉVELOPPEMENT DES ZYGOTES EN CULTURE

Au cours des générations successives obtenues en culture les zygotes se sont développés de deux façons différentes :

1. - Développement des zygotes en «*Chlorochytrium inclusum*» sporophytique

Trois lots de zygotes du *S. aeruginosa*, contenant chacun un grand nombre de zygotes, ont été obtenus au début de janvier 1984, à 8°C. Issus d'une isogamie, ces zygotes, négativement phototactiques, se sont fixés au substrat du côté opposé à la lumière incidente. Leur développement était de type chlorochytrioïde ou codioloïde : allongement de la cellule et formation d'un stipe incolore très caractéristique (fig. 1). En culture ils n'ont jamais dépassé le stade unicellulaire et les gamètes restants ont dégénéré.

Les cultures, composées exclusivement d'individus unicellulaires ont alors été transférées, sans changer l'intensité d'éclairement ni la température sous les photopériodes suivantes : 16 : 8 ; 8 : 16 et 8 : 7,5 : 1 : 7,5.

Après 5 mois, au cours desquels le milieu de culture fut renouvelé environ toutes les 3 semaines, les zygotes pourvus de leur stipe n'ont pas fructifié, quelle que soit la photopériode.

A titre de témoins des zygotes unicellulaires du *Monostroma grevillei*, placés dans les mêmes lots expérimentaux, ont sporulé abondamment en jours courts, ceci au bout d'un mois. Les cultures des sporophytes de *S. aeruginosa* ont alors été arrêtées, sauf pour un lot maintenu en jours longs. Celui-ci a finalement fructifié 3 mois plus tard, c'est-à-dire après 8 mois de culture. La boîte de Pétri contenant la lame porteuse des sporophytes chlorochytrioïdes s'est remplie de *Spongomorpha aeruginosa* ; il n'y avait alors plus de sporophyte unicellulaire dans les cultures.

Ces observations étaient en parfait accord avec les résultats obtenus auparavant et relatifs à l'existence d'un cycle hétéromorphe chez le *S. aeruginosa*.

2. - Développement direct des zygotes en *Spongomorpha aeruginosa* gamétophytique

Les plantes filamenteuses ainsi obtenues ont été transférées avec leur support dans un grand cristalliseur, en vue d'obtenir à nouveau des zygotes et de recommencer l'expérience précédente. Environ trois semaines plus tard, certaines de ces plantes étaient fertiles. Simultanément, quelques jeunes plantules commençaient à se développer sur les parois du récipient, du côté opposé à la lumière incidente. Isolées, ces plantules se sont rapidement développées en formant des touffes filamenteuses typiques de *S. aeruginosa*. Ces dernières sont devenues fertiles, produisant des gamètes qui ont copulé parfois très intensément, en amas, pour former un grand nombre de zygotes quadriflagellés à deux stigmas, négativement phototactiques, de façon tout à fait identique à ce qui a été maintes fois observé chez le *S. aeruginosa*.

Cependant, contrairement à toute prévision, ces zygotes, soigneusement isolés, n'ont pas évolué en sporophytes unicellulaires. Sans former de stipe, ils ont simplement augmenté de volume pour ensuite s'allonger (fig. 3). Au bout de 10 jours environ intervient la première division cellulaire (fig. 5). Le développement ultérieur de ces zygotes est conforme à celui des thalles issus des spores produites par les sporophytes unicellulaires : formation de protonémas

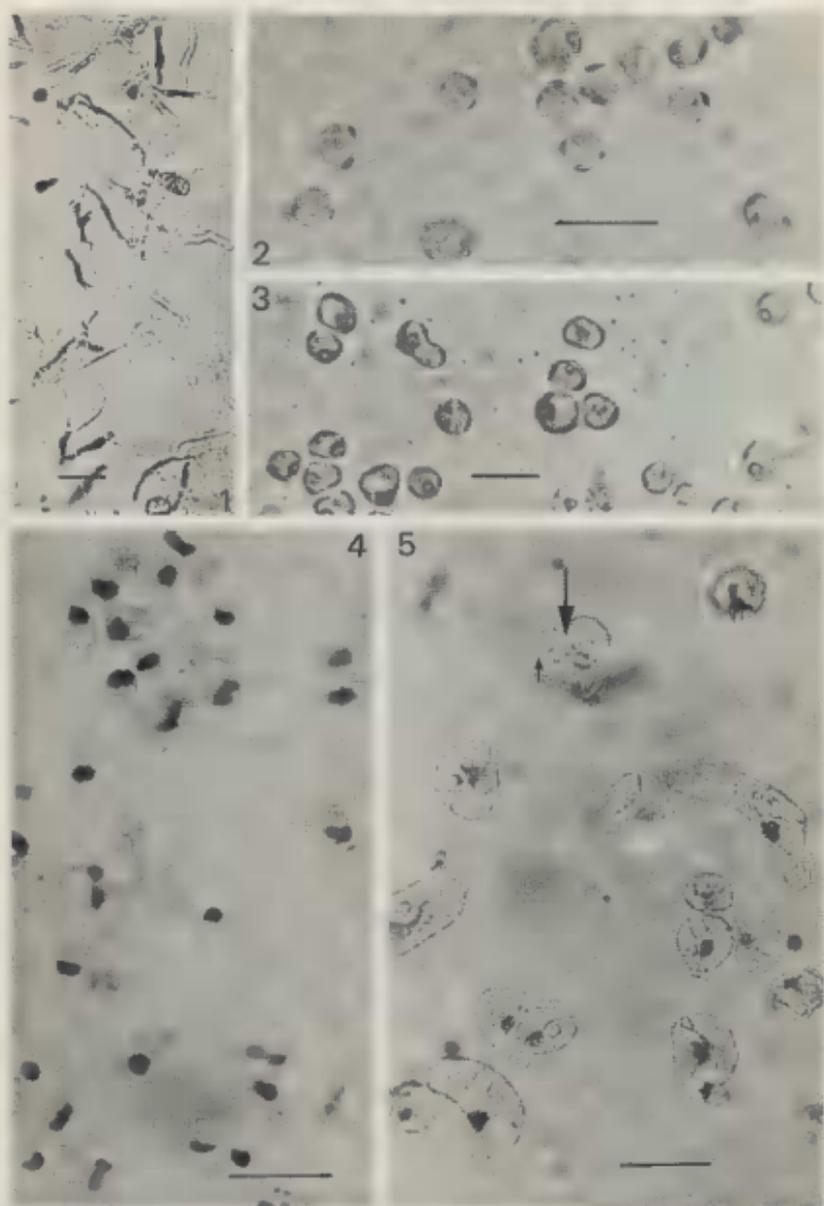


Fig. 1 à 5 : Les deux types de zygotes obtenus successivement dans les cultures du *Spongomorpha aeruginosa*; échelle : 20 μ m; 1 : vrais zygotes stipidités du cycle digénétique et hétéromorphe, âgés de 7 jours; 2 : faux zygotes non stipidités du cycle direct âgés de 24 heures; 2 stigmas par zygote visibles; 3 : zygotes non stipidités du cycle direct âgés de 6 jours: un seul pyrénoïde visible par zygote; 4 : zygotes du cycle direct âgés de 6 jours après coloration; le plus souvent 2 noyaux visibles par zygote, diversement disposés l'un par rapport à l'autre; 5 : germinations de zygotes du cycle direct après 9 à 10 jours de culture montrant le plus souvent un seul noyau par zygote et le début d'un cloisonnement transversal (flèche).

pluricellulaires ou disques sur lesquels s'érigent les thalles filamenteux et ramifiés (JÓNSSON, 1962, 1966). La croissance des thalles s'effectue surtout aux dépens des cellules apicales qui s'allongent avant de se diviser, contrairement aux cellules sous-jacentes qui se divisent sans apparemment s'allonger.

Ces expériences ont été répétées 5 fois, à partir d'individus filamenteux différents, prélevés au hasard dans la même population. Dans tous les cas, des zygotes, obtenus en grand nombre, ont engendré directement des plantes filamenteuses. Un de ces clones a été suivi pendant cinq générations successives. A aucun moment il n'a effectué un retour au cycle hétéromorphe dont il était initialement issu.

Il a été aussi permis de constater que les gamètes restants dégénèrent. Il en est de même des sacs gamétiques occasionnellement émis de leurs gamétocystes sans avoir éclaté. Par contre, des éléments gamétiques sont parfois capables de germer à l'intérieur des gamétocystes, engendrant de nouvelles plantes. Parmi les milliers de zygotes observés, non stérilisés, deux éléments stérilisés ont été trouvés. Par la suite aucune trace de tels éléments n'a été relevée.

Enfin, des plantes filamenteuses ont été cultivées, à titre d'essai, à 12° et à 14°C. Ces températures favorisent la croissance et la mise à reproduction des algues, mais elles n'influencent pas sur le comportement des zygotes, qui est le même qu'à 8°C.

B. — OBSERVATIONS CARYOLOGIQUES

Des mitoses abondantes ont été analysées au cours des phases avancées de la gamétogénèse, dans des plantes émises directement de zygotes, fixées aux premières heures de la nuit. On dénombre alors sans ambiguïté sept chromosomes (fig. 6). Les mitoses somatiques à chromosomes déchiffrables sont beaucoup plus rares. Quelques-unes ont pu être trouvées dans des cellules intercalaires ou apicales, chez des plantes en voie de régénération, fixées à la fin d'un cycle d'éclaircissement. Le nombre et la configuration de ces chromosomes sont analogues à ceux observés dans les gamétophytes (fig. 7).

L'étude de zygotes âgés de deux ou trois jours, prélevés dans un lot à développement direct, montre que les deux noyaux gamétiques restent juxtaposés après la fusion plasmique des gamètes. La séparation des noyaux est bien visible lorsque les zygotes sont vus de face. Après six jours, les éléments binucléés s'observent encore facilement (fig. 4).

Par la suite, après neuf à dix jours de culture, au stade allongé des zygotes, juste avant le premier cloisonnement, les éléments binucléés deviennent rares et la plupart des cellules renferment un seul noyau (fig. 5). La première activité nucléaire semble se situer au moment de la première division cellulaire. A la suite de cette division, les cellules végétatives du thalle ne contiennent qu'un seul noyau dont l'analyse caryologique montre qu'il ne possède que sept chromosomes.

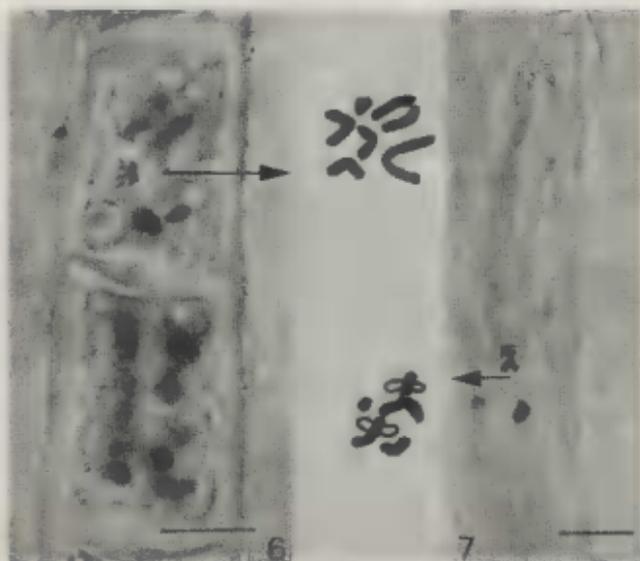


Fig. 6 et 7 : la plôidie des plantes filamenteuses d'origine zygotique du *Spongomorpha aeruginosa*; échelle : 10 μ m. 6 : gamétocystes montrant une métaphase avec 7 chromosomes; 7 : une télophase dans une cellule apicale montrant 7 chromosomes.

DISCUSSION

La figure 8 schématise les résultats obtenus au cours de cette étude.

Il apparaît que, dans nos cultures, après un premier cycle de reproduction sexuée avec alternance de générations hétéromorphes, les spores issues des sporophytes ont donné naissance à des gamétophytes filamenteux apparemment normaux, mais différents quant à leur comportement. En effet, les gamètes qu'ils fournissent restent capables de former des zygotes, mais ceux-ci se développent directement et immédiatement en de nouveaux gamétophytes filamenteux. Le cycle à deux générations dissemblables est remplacé par un cycle à une seule génération.

Des études caryologiques antérieures avaient montré que les gamétophytes du *S. aeruginosa* sont haploïdes avec $n = 6$ chromosomes environ (JÓNSSON, 1962). Dans l'étude présente il a été trouvé $n = 7$ dans les noyaux somatiques et gamétogènes des plantes filamenteuses. Ces plantes seraient donc haploïdes, malgré leur origine zygotique, tout comme la génération sexuée, également filamenteuse, du cycle hétéromorphe.

L'existence de générations haploïdes issues de zygotes suppose qu'une méiose succède à la caryogamie. Dans le cycle hétéromorphe, la caryogamie a lieu après

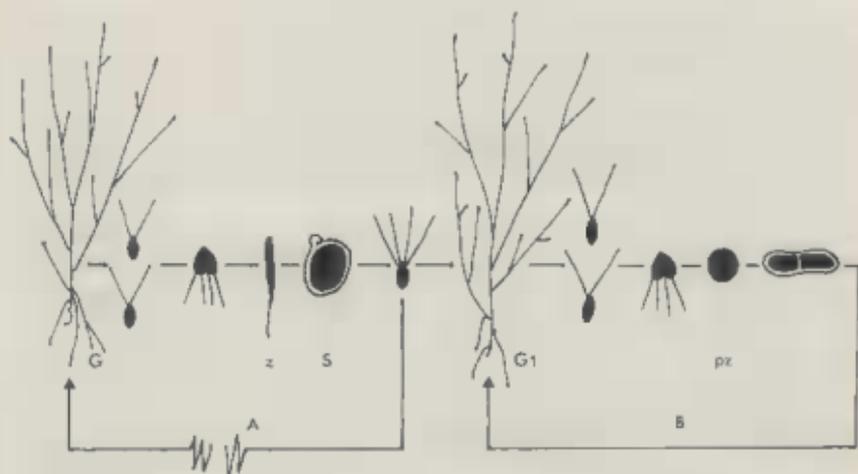


Fig. 8 : représentation schématique des résultats des cultures du *Spongomorpha aeruginosa* montrant l'origine du cycle direct, B, à partir du cycle digénétique hétéromorphe rompu, A; le gamétophyte monoïque, G, de la souche initiale donne des gamètes, qui après planogamie, forment des zygotes stériles, z, lesquels engendrent des sporophytes unicellulaires, S (= «*Chlorochytrium inclusum*»); les spores de ces derniers, formées après 8 mois de culture, au lieu de redonner de nouveaux gamétophytes du type G, produisent des gamétophytes de type nouveau, G₁; ceux-ci forment exclusivement des zygotes non stériles, pz, se développant directement en nouveaux gamétophytes, G₁; conditions des cultures de A et de B : 16 : 8, 15 $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$, 8 °C.

l'union des gamètes et les zygotes donnent naissance à des sporophytes unicellulaires, uninucléés, caractérisés par leur stipe (JÓNSSON, 1962, fig. 44). La méiose n'a pas été démontrée directement. Il est probable qu'elle se place lors de la reprise de l'activité du noyau unique du sporophyte conduisant à la sporogénèse, comme dans le cycle tout à fait analogue de l'*Acrosiphonia spinescens* (Kütz.) Kjellm. (JÓNSSON, 1970).

Dans le cycle à une seule génération, obtenu dans nos cultures, les deux noyaux des cellules qui ont fusionné restent bien individualisés pendant six jours, mais, par la suite, on ne décèle généralement plus qu'un seul noyau. Chez l'*Acrosiphonia sonderi* (Kütz.) Kornm. de l'Islande, dont le cycle est monogénétique et haploïde, la méiose aboutit d'abord à 4 noyaux qui, éventuellement, se divisent par la suite avant la première bipartition du zygote (JÓNSSON, 1969). Or, chez le *S. aeruginosa*, la présence de 4 noyaux n'a jamais été observée dans les zygotes directs, avant ou après le premier cloisonnement transversal. Il faut aussi noter que les zygotes directs du *S. aeruginosa* diffèrent des vrais zygotes par l'absence de stipe, si caractéristique des zygotes des Acrosiphoniales. Le facteur morphogène responsable de ce caractère semble lié à la diploïdie de l'organisme.

Les faits observés permettent de suggérer que les zygotes directs du *S. aeruginosa* sont des faux-zygotes dans lesquels la caryogamie n'a pas lieu. L'un des noyaux pourrait dégénérer sans que cela soit décelable par les méthodes d'observation employées. Les plantes issues de tels zygotes constituent donc des lignées apocaryogamiques. Quand il y a caryogamie dans ces lignées, ce qui peut se produire tout à fait exceptionnellement, il y a aussitôt transformation des cellules en éléments stipidités, ce qui souligne encore la différence réelle entre vrais et faux-zygotes.

Le phénomène de l'apocaryogamie a déjà été signalé dans le genre *Acrosiphonia*, et a fait l'objet de discussion (JÓNSSON, 1971). Dans le cycle digénétique et hétéromorphe de *A. spinescens* de Roscoff et de *A. incurva* Kjellm. de l'Islande, de même que dans le cycle monogénétique et haploïde de *A. sonderi* de l'Islande, les pseudozygotes naissent en même temps que les vrais zygotes, puis engendrent des générations filamenteuses haploïdes, analogues à celles dont elles sont issues (JÓNSSON, 1964a et b, 1969). La reproduction de ces plantes en culture est mal connue. Dans un cas, chez *A. spinescens* de Roscoff, des plantes, d'origine apparemment apocaryogamique, ont fait retour au cycle sexué normal dès la première génération (JÓNSSON, 1971). Par contre, on rencontre dans la nature des lignées sexuellement déficientes qui ne diffèrent ni morphologiquement, ni caryologiquement, des générations sexuées de *A. spinescens*. Ces lignées, désignées sous le nom de *Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) J. Ag. sont surtout cantonnées à Hélioland où se trouve aussi *A. spinescens*. Elles se reproduisent directement par zygotes non codioloïdes, de la même façon que les générations directes du *S. aeruginosa*. Le cycle de *A. arcta* a été diversement interprété par KORNMAN (1962, 1964, 1965, 1970 a). En réalité, il s'agit de lignées strictement non-caryogamiques (JÓNSSON, 1971). A la lumière des résultats présents obtenus chez le *S. aeruginosa*, ces lignées sont sans doute issues du cycle sexué hétéromorphe de *A. spinescens*, soit du tronçon gamétophytique, soit du tronçon sporophytique, comme cela avait déjà été suggéré (JÓNSSON, 1971). De même chez *A. sonderi*, où la caryogamie n'a pas nécessairement lieu, on connaît deux types de populations, l'une sexuée, l'autre asexuée, cette dernière se reproduisant exclusivement par zoïdes (gamètes ?) biflagellés (JÓNSSON, 1969). En Islande, les deux types cohabitent dans la nature (JÓNSSON, *loc. cit.*) alors qu'à Hélioland on n'a trouvé que la population asexuée (KORNMAN, 1962; JÓNSSON, 1969). Dans ce cas il apparaît que le cycle sexué initial ait pu être l'objet d'une ségrégation apocaryogamique accompagnée d'une différenciation géographique de lignées frappées de stérilité complète. L'évolution de ces cycles, comparativement à *S. aeruginosa* est schématisée figure 9.

En dehors des Acrosiphoniales, le phénomène de l'apocaryogamie a été mis en évidence chez diverses espèces de l'*Ulothrix*, en particulier chez l'*U. flacca* dont le cycle est digénétique et hétéromorphe (BERGER-PERROT, 1980). Chez cette espèce les faux-zygotes produisent des générations filamenteuses qui donnent des zoospores, ce qui a pu faire croire un moment à l'existence de cycle isomorphe chez ces algues (PERROT, 1972; cf. LOKHORST, 1984). De même,

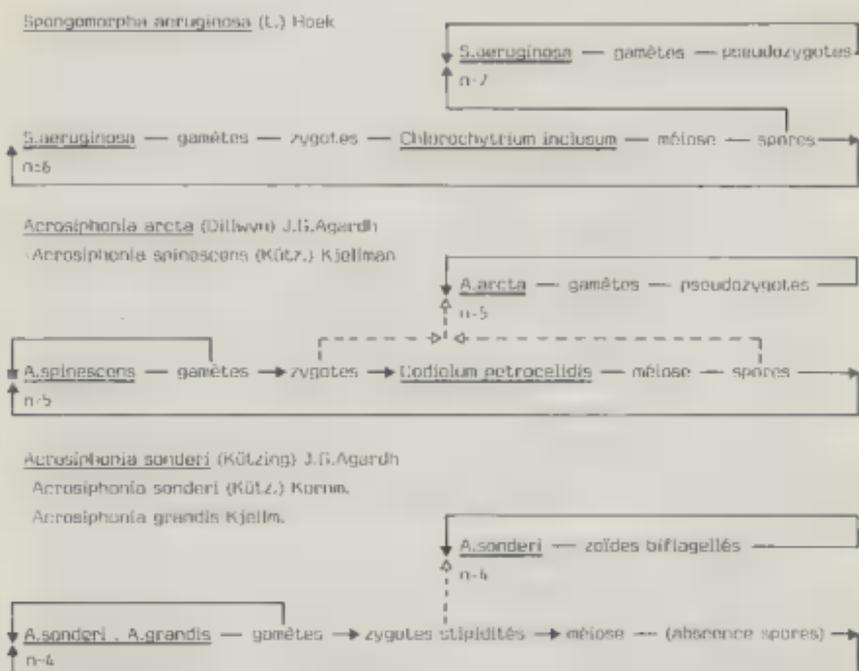


Fig. 9 : représentation schématique des cycles évolutifs chez le *Spongomorpha* et l'*Acrosiphonia* montrant le rapport entre les lignées semi-sexuées (*S. aeruginosa*, *A. arcta*) ou asexuées (*A. sonderi*), B, et les cycles sexués de base, A; la nomenclature courante appliquée aux différents niveaux de ces cycles est indiquée; les noms soulignés ont été adoptés; en traits continus : rapports établis; en traits discontinus : rapports non établis; le développement des gamètes en sporophytes, peut-être possible chez l'*A. arcta* et l'*A. sonderi*, n'a pas été figuré.

la suppression de la caryogamie après la fusion des gamètes a été signalée chez le *Derbesia tenuissima* (ECKHART et SCHNETTER, 1984).

Ces différents exemples montrent que le cycle sexué initial peut être l'objet de ségrégation à la suite de la dégradation de la sexualité. De plus, il semble que l'origine de ce phénomène puisse se situer à différents niveaux du cycle initial et que l'effet produit soit sujet à des variations.

Les causes profondes de l'apocaryogamie restent inconnues. Chez les algues qui ont fait l'objet de cultures intensives, comme diverses espèces de *Chlamydomonas*, on connaît un grand nombre de mutants d'origine nucléaire et cytoplasmique (SAGER, 1974, pour revue). L'apparition soudaine de l'apocaryogamie dans les cultures du *S. aeruginosa* pourrait être le résultat d'une mutation, donc irréversible. Les plantes apocaryogamiques sont initialement issues de spores.

Ces dernières sont vraisemblablement d'origine méiotique. On peut penser qu'une mutation se produise au moment de la méiose, lors de la sporogénèse.

La stabilité des lignées apocaryogamiques du *S. aeruginosa* en culture plaide en faveur de l'interprétation mutationnelle. Toutefois, on ne sait pas comment ces lignées se comporteraient en cas de croisement avec une souche sauvage normalement sexuée. Mais chez une autre espèce, l'*Acrosiphonia arcta*, les lignées apocaryogamiques et sexuées cohabitent dans la nature.

Par ailleurs, l'homozygotie abusive dans des populations naturelles peut conduire à des effets délétères, par exemple la stérilité sexuelle, mâle ou femelle. Or le *S. aeruginosa* se reproduit avec monécie non-incompatible favorisant fortement l'autofécondation et la formation d'homozygotes. En cas de culture clonale prolongée, ce comportement pourrait révéler une stérilité partielle ou totale des sexes. Néanmoins, dans ce cas, l'espèce est capable de surmonter le handicap en produisant, après copulation, de nouvelles générations gamétophytiques sexuellement déficientes.

Dans les lignées apocaryogamiques du *S. aeruginosa* l'union des gamètes paraît s'effectuer normalement, mais n'est plus suivie de caryogamie. Des changements seraient donc intervenus au niveau des structures conduisant à la caryogamie.

Les différents tronçons des cycles de l'*Acrosiphonia* (fig. 9) ont souvent été décrits comme espèces indépendantes, sous divers noms. Ainsi, à la suite des travaux de KORNMAN (1970, a) l'*A. arcta* et l'*A. spinescens* sont généralement considérés comme espèces distinctes. En réalité, si l'on tient compte de l'apocaryogamie, il s'agirait d'une seule espèce. Le nom prioritaire de l'*Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) J.C. Agardh peut être retenu pour celle-ci. De même il paraît désormais inutile de séparer l'*Acrosiphonia sonderi* (Kütz.) Kornm. de l'*Acrosiphonia grandis* Kjellm. (KORNMAN, 1970 a et b) car, situés dans leur contexte apocaryogamique, il s'agit, là aussi, d'un seul taxon. En attendant une révision nomenclaturale des espèces d'Acrosiphoniales, il serait logique d'appeler ce taxon *Acrosiphonia sonderi* (Kützing) J.G. Agardh. Parallèlement, il n'y a aucune raison d'accorder un statut spécifique aux lignées semi-sexuées du *S. aeruginosa*. Dans tous les cas il s'agit de déviations accessoires, plus ou moins stables, des cycles de base, donc de variations intraspécifiques.

BIBLIOGRAPHIE

- BERGER-PERROT Y., 1980 — Recherches sur l'*Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret (Chlorophycée, Ulotrachale) des côtes de Bretagne. I. Morphologie, cytologie, caryologie et production de la variété *geniculata* (Jónsson) Berger-Perrot. *Cryptogamie, Algologie* 4 : 321-349.
- ECKHARDT R. et SCHNETTER R., 1984 — Failure of karyogamy after gamete mating in *Derbesia tenuissima* (Chlorophyceae). *Naturwissenschaften* 71 : 640-641.
- JÓNSSON S., 1959 — Le cycle de développement du *Spongomorpha limosa* (Roth) Kütz.

- et la nouvelle famille des Acrosiphoniacées. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 248 : 1565-1567.
- JÓNSSON S., 1962 – Recherches sur des Cladophoracées marines (structure, reproduction, cycles comparés, conséquences systématiques). *Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 12*, 3 : 25-230.
- JÓNSSON S., 1964a – Nouveau type de parthénogenèse chez les Algues : la parthénogenèse plasmogamique. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 258 : 2145-2148.
- JÓNSSON S., 1964b – Existence d'une caryogamie facultative chez l'*Acrosiphonia spinescens* (Kütz.) Kjellm. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 258 : 6207-6209.
- JÓNSSON S., 1966 – Sur l'identification du sporophyte du *Spongomorpha lanosa* (Roth) Kütz. (Acrosiphoniacées). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 262 : 626-629.
- JÓNSSON S., 1969 – Le cycle évolutif de l'*Acrosiphonia sonderi* (Kütz.) Kornm. d'Islande et l'origine de ses races asexuées. *Rev. Gén. Bot.* 76 : 267-286.
- JÓNSSON S., 1970 – Localisation de la méiose dans le cycle de développement de l'*Acrosiphonia spinescens* (Kütz.) Kjellm., Acrosiphoniacées. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 271 : 1859-1861.
- JÓNSSON S., 1971 – Des lignées apocaryogamiques et leur ségrégation dans la population de l'*Acrosiphonia arcta*, Chlorophycée marine d'Helgoland. *Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch* 22 : 281-294.
- KORNMANN P., 1961 – Über *Spongomorpha lanosa* und ihre Sporophytenformen. *Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch.* 7 : 195-205.
- KORNMANN P., 1962 – Eine Revision der Gattung *Acrosiphonia*. *Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch* 8 : 219-242.
- KORNMANN P., 1964 – Zur Biologie von *Spongomorpha aeruginosa* (Linnaeus) van den Hoek. *Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch* 11 : 200-208.
- KORNMANN P., 1965 – Was ist *Acrosiphonia arcta*? *Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch* 12 : 40-51.
- KORNMANN P., 1970a – Phylogenetische Beziehungen in der Grünalgen-gattung *Acrosiphonia*. *Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch* 21 : 292-304.
- KORNMANN P., 1970b – Der Lebenszyklus von *Acrosiphonia grandis* (Acrosiphoniales, Chlorophyta). *Mar. Biol.* 7 : 324-331.
- LOKHORST G.M., 1984 – Current ideas on classification of the Ulotrichales Borzi. In IRVINE D.E.G. and JOHN D.M. (Eds.), *Systematics of the Green Algae*. Systematics Association Special Vol. 27, London et Orlando, Academic Press, pp. 179-206.
- PERROT Y., 1972 – Les *Ulothrix* marins de Roscoff et le problème de leur cycle de reproduction. *Soc. Bot. France Mém.* : pp. 67-74.
- PROVASOLI L., 1968 – Media and prospects for the cultivation of marine algae. In WATANABE A. and HATTORI A. (Eds.), *Cultures and Collection of Algae*. Proc. U.S. Jap. Conf., Hakone 1966. *Jap. Soc. Plant Physiol.* : 63-75.
- SAGER R., 1974 – Nuclear and cytoplasmic inheritance in green algae. In : STEWART W.D.P. (Ed.), *Algal Physiology and Biochemistry*. Bot. Monographs vol. 10, Blackwell Scientific Publications, pp. 314-345.